

16

OVER SPIERTONUS.

OVER SPIERTONUS.

ACADEMISCH PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN

DOCTOR IN DE GENEESKUNDE.

AAN DE UNIVERSITEIT VAN AMSTERDAM.

OP GEZAG VAN DEN RECTOR-MAGNIFICUS

DR. S. CRAMER,

HOOGLEERAAR IN DE FACULTEIT DER GODGELEERDHEID,

IN HET OPENBAAR TE VERDEDIGEN IN DE AULA DER UNIVERSITEIT.

OP VRIJDAG 15 JUNI 1900.

DES NAMIDDAGS TEN 3 URE.

DOOR

JACOB WILLEM LANGELAAN,

GEBOREN TE AMSTERDAM.

Aan mijne Moeder.

Bij het einde van mijn Academischen studietijd betuig ik mijn grooten dank aan U, Hooggeleerden der Philosophische en Medische faculteiten, voor uw onderwijs en uwe gastvrijheid mij op uwe laboratoria verleend.

In het bijzonder voel ik mij verplicht aan U, Hooggeleerde HUGO DE VRIES, voor uwe toewijding en vriendschap, waardoor Gij een overwegenden en beslissenden invloed hebt uitgeoefend op mijne richting van denken;

aan U, Hooggeleerde WINKLER, voor uwe hulp bij mijn experimenteel onderzoek;

aan U, Hooggeleerde PLACE, voor uw bezielend onderwijs, waardoor mijne belangstelling gewekt is voor vele physiologische vragen en niet in het minst voor uwe welwillendheid mijn Promotor te willen zijn.

OVER SPIERTONUS.

INLEIDING.

De groote schrede voorwaarts, die onze kennis van den bouw van het zenuwstelsel gedaan heeft, laat niet na haren invloed te doen gevoelen op de physiologie. Groote systemen van zenuwvezelen zijn gevonden waar men die vroeger niet vermoedde en hiermede werd de anatomische grondslag gelegd voor het verband van vele feiten, die wel bekend, doch in hunnen samenhang niet begrepen werden. Onder deze bekleedt het groote systeem van afferente vezelen uit het geheele bewegingsapparaat eene eerste plaats. Spieren, pezen, kapsels van gewrichten, misschien ook de gewrichtsvlakten zelve en het beenvlies zijn zeer rijk gevonden aan uiteinden van zenuwen, in staat om impulsen van daar te geleiden naar het centrum, waar zij, voor een deel samenhangend met cellen gelegen in den voorsten hoorn, een primairen reflexboog vormen, voor een ander deel zich voortzetten in de groote sensibele baan. Aan het ongeschonden bestaan van dezen primaire reflexboog is de spiertonus gebonden, zooals door Mommsen ¹⁾ voor spieren van kikvorschen bewezen is; door ontvellen van het been

¹⁾ J. Mommsen. Virchows Archiv. Bd. (Cl) 1885, p. 22.

toonde hij aan, dat prikkels van de huid uitgaande voor het bestaan van spiertonus niet noodzakelijk zijn.

Ons in het bijzonder wendend tot de spieren der kikvorschen, waaraan mijne proeven ontleend zijn, kom ik het eerst tot de uiteinden der afferente zenuwen in deze spieren zelve. Weismann, ¹⁾ die deze eindorganen het eerst bij kikvorschen beschreef, bracht ze in samenhang met de ontwikkeling der spier en vele schrijvers ²⁾, die na hem deze spoelvormige eindorganen in de spieren van hogere vertebraten terugvonden, deelden zijne meening.

Doch het voortgezet onderzoek bracht aan het licht, dat deze spierspoelen echte sensibele eindorganen waren en ten slotte gelukte het Sherrington ³⁾ te bewijzen, dat de zenuwvezelen, die in deze spoel haar uiteinden vinden, door achterwortels te vervolgen zijn. Dogiel ⁴⁾ beschrijft deze eindorganen in de kikkerspieren als spoelvormig en meest gebogen; iedere spoel ontvangt één, soms twee merghoudende zenuwen. Deze zenuwvezel verdeelt zich in twee of drie takken, die aan de oppervlakte van de spoel verloop, haar meestal spiraalvormig omwindend; vervolgens versmelt de Schwannsche scheede met het omhulsel der spierspoel en de ascylander, die zijn myelinscheede verliest, verdeelt zich in zeer vele fijne takjes, die zich naar de randen der spoel begeven. Deze takjes lossen zich op in eene groote menigte allerfijnste variceuse draadjes, die zich over de spierbundels in de spoel uitspreiden. Deze spierspoelen komen dus in hoofdzaak overeen met die, welke beschreven zijn in de spieren der hogere vertebraten. ⁵⁾

¹⁾ Weismann. Zeitschr. f. rationelle med. Bd. X, 1861.

²⁾ cf. E. Batten. Brain Vol. XX, 1897, p. 138.

³⁾ Sherrington. Journ. of Physiol. Vol. XVII, p. 237.

⁴⁾ Dogiel. Arch. f. mikr. Anat. Bd. 35, 1890, p. 305.

⁵⁾ Gowers and Taylor. Diseases of the nervous system 1899, p. 671.

De uiteinden der afferente zenuwen in de pezen der kikkerspieren zijn het eerst door Golgi ¹⁾ uitvoerig beschreven en afgebeeld. Deze zenuwvezelen bereiken in den gemengden zenuwstam de spier en loopen vervolgens door het intermusculaire bindweefsel naar de grens, waar spier en pees in elkaar overgaan. Soms komen zij van den tegengestelden kant, waar de pees op het been zich vasthecht, doch dit is uitzondering. Na verdeeling in takjes van verschillende orde, verliezen deze zenuwen hun scheeden en lossen zich op in bleeke ascylinders, die als eindorganen kleine netten vormen. Deze netten van fijnste zenuwvezelen zijn voornamelijk vlak uitgespreid, doch zij begeven zich ook in de diepte en omvatten zoo fijne bundeltjes van peesvezelen. Voornamelijk liggen deze eindorganen op de grens van spier en pees. Tot de ontwikkeling van echte spoelvormige »organi musculo-tendinei«, zooals die bij hoogere vertebraten gevonden zijn, is het hier niet gekomen.

Met het aantoonen van dezen reflexboog van spier op spier, trad de vraag naar de oorzaak van den spiertonus opnieuw op den voorgrond, en aan hen, die uit de klassieke proef van Brondgeest tot een reflextonus hadden besloten, was eene anatomische basis gegeven.

Als uitgangspunt ter beoordeeling der grootte van den spiertonus, neem ik het zeer bekende feit, dat een normale spier, wier pees doorgesneden wordt, zich plotseling blijvend verkort. Deze proef bewijst, dat eene elastische kracht zetelt in de tonische spier en de dikwijls gegeven definitie, dat de normale spier over hare natuurlijke lengte is uitgerekt, zegt niets anders, doch voert de lengte der spier als karakteristieke grootheid in, en deze is voor de spier in verband met haar reflexapparaat, eene binnen wijde

¹⁾ C. Golgi. Mem. della R. Acc. delle Sc. di Torino. S. secunda T. XXXII 1880.

grenzen veranderlijke grootheid. Daarom geef ik er de voorkeur aan, de uitrekbaarheid der tonische spier op den voorgrond te stellen en deze in te voeren als een maat van den tonus.

Dit zelfde hebben Mosso en Benedicenti ¹⁾ gedaan, die de lengte der spier bepaalden onder invloed van gewichten, opklimmend met constante verschillen, doch de uitrekbaarheid van de spier hebben zij niet uit hunne proeven berekend. Muskens ²⁾ bepaalde de reciproke grootheid, want hij mat de gewichtstoename, die aan eene bepaalde toename in lengte beantwoordde. Hoewel zijne proeven tot getallen voeren, die onderling vergelijkbaar zijn, leveren zij toch geen voldoende gegevens om daaruit de elasticiteit te berekenen.

METHODE VAN ONDERZOEK.

De methode, gevolgd ter bepaling van de uitrekbaarheid der rustende spier, bestaat hierin, dat ik de toename in lengte registreer onder invloed eener met constante snelheid, aangroeiende belasting. De tijd treedt in mijne waarnemingen niet rechtstreeks op, aangezien de snelheid der belastingstoename, binnen wijde grenzen van geen invloed bleek op het resultaat der proef. Deze experimenten geven dus alleen de lengte der rustende spier als functie van de belasting en de onmiddellijk daaruit af te leiden grootheden; over de vele andere verschillen, die de tonische van de niet-tonische spier onderscheidt, leeren zij niets.

¹⁾ A Mosso. Arch. It. de Biol. T. XXV. 1896, p. 349. Benedicenti ib. T. XXV en XXVIII. 1897.

²⁾ Muskens. Neurol. Centralbl. N^o. 23. 1899.

De constante snelheid der belastingstoename werd verkregen door uitstroomen van kwik uit eene capillaire glasbuis. Hiertoe werd een buret met kwik gevuld en door middel van eene elastische caoutchouc slang verbonden met een gebogen glazen buisje, dat in een capillair uitliep. Vlak achter het glazen buisje was een goed sluitende kraan ingevoegd. De hoeveelheid kwik, die telkens uitstroomde, bedroeg ongeveer 2 Ccm. De tusschenvoeging van de elastische slang en het tamelijk lange glas-capillair maakten de uitstroomsnelheid zeer constant, ofschoon het drukverschil aan het begin en het eind 2,2 cM. bedroeg. Ter contrôle liet ik één Ccm kwik uitstroomen en daarna nog één en berekende in beide gevallen de gemiddelde uitstroomsnelheid; de aldus verkregen waarden weken steeds minder dan 1 % van elkaar af. De grootte van de toename der belasting werd berekend uit het volumen van het uitgestroomde kwik, waarbij als benadering 13,5 voor het specifiek gewicht werd gekozen. De fout, die deze methode aankleeft, bedroeg in het meest ongunstige geval 5 %.

Ter bepaling van den uitstroomtijd, was een platina-draad gesmolten door den wand van het glazen buisje; om het capillaire gedeelte was een andere dunnere platina-draad gewonden, die aan het einde omgebogen en met dit gekromde gedeelte juist in het lumen van het capillair reikte. Tusschen de uiteinden dezer platinadraden was een Desprèz signaal en een Hirschberg element ingeschakeld. Deze inrichting berust op de eigenschap van kwik, om in aanraking met glas, een capillaire depressie te vertoonen. Op het oogenblik, dat de kraan, die achter het glazen buisje is ingeschakeld, snel gesloten wordt, schiet het kwik even door en terstond daarop trekt de kwikdraad in het capillair zich een weinig terug. Op dat oogenblik wordt het kwikcontact tusschen de beide uiteinden der platina-

draden, die in de glazen buis reiken, verbroken. Daardoor valt het signaal omlaag. Bij het openen van de kraan, wordt het kwikcontact hersteld en het signaal, aangetrokken door den electromagneet, gaat omhoog. De kleine fout, die aan deze methode verbonden is, valt in het niet tegen de veel grootere bij de bepaling van het uitgestroomde kwikvolumen gemaakt. Bij de proeven, waar antagonistengeprikkeld werden, was in de keten van het signaal, door middel eener wip, de secundaire klos van een inductorium zoo ingelascht, dat op het oogenblik, waarop de stroom ingeschakeld werd, het signaal uitgeschakeld was. Door deze inrichting was het mogelijk met behulp van één signaal uitstroomtijd en prikkelingstijd op te teekenen.

De tijd werd aangegeven door een groote stemvork, die 10 trillingen in de secunde maakte en overgebracht door luchttransport.

Als praeparaat werd de *M. gastrocnemius* van *Rana esculenta* gebruikt. Werden de elastische eigenschappen van de uitgesneden spier onderzocht, dan werd die spier aan een haakje opgehangen en vervolgens door de pees in hare grootste breedte een tweede haakje geslagen. Op het omgebogen einde van dit haakje rustte de arm van een hefboompje, waardoor dwars een stukje eener naald gestoken was, om verschuiving van dit hefboompje langs het haakje te voorkomen. Aan dit zelfde haakje hing een tweede haakje, waaraan door drie draden een klein glazen vat was opgehangen. In dit vat stroomde het kwik uit het capillair.

Het hefboompje, als lengteschrijver dienst doende, bestond uit een smal rieten balkje aan het einde gevat in een stukje metaal, dat op twee asjes draaide. Aan het andere einde was een stuk eener stekelvarkenspen als schrijfstift bevestigd. Deze pennen zijn zeer licht en elastisch, doch bezitten aan den anderen kant genoeg stevigheid, dat niet

iedere kleine trilling van het instrument op de curve overgedragen wordt.

Waar de spier zooveel mogelijk in haar normaal verband tot onderzoek kwam, werd een kikker in zijne gewone houding geheel in watten gewikkeld, met vrijlating van den achterpoot, die voor het onderzoek zou gebruikt worden. De kikker werd nu in zittende houding tegen een asje gebonden, dat tevens een houten blokje droeg, dat van boven op de wijze eener beenlade was uitgehold. In deze holte, door watten beschut, kwam de dij van den kikker te liggen en werd door een band, die om het blokje liep, bevestigd. Steeds werd er voor gezorgd, dat het distale deel van de dij iets over den rand dezer beenlade uitstak om de inplanting der spier op den femur vrij te laten. Het onderbeen iets minder dan rechthoekig gebogen, stak door een gat in het blokje gemaakt, en vervolgens werd de voet met hare rugvlakte tegen den onderkant van het blokje door een speld stevig bevestigd. In mijne latere proeven, waarbij eene zeer juiste bevestiging van de poot noodig was, werden bovendien door het distale deel van den femur en door het proximale en distale deel van het tibio-fibulare naalden gestoken, die het blokje doorboorden. Op deze wijzen bevestigd, lieten de kikkers zeer rustig met zich experimenteeren en slechts bij uitzondering werd eene afweerbeweging gemaakt.

De laat invallende winter en het verblijf op een warm laboratorium, waar zij van tijd tot tijd met melk en suiker gevoed werden, maakten, dat deze kikkers zeer vlug bleven en duidelijk, voor het meerendeel, peesreflexen vertoonden.

De operatiemethode was eene zeer eenvoudige; eene huidsnede over de geheele lengte der kuit, vervolgens werd de achillespees aan weerszijde van de groote plantairfascie

los gepraepareerd en doorsneden. De gastrocnemius werd daarna los gemaakt tot de plaats van intrede der groote bloedvaten; hierbij bleef de ramus superficialis N. tibialis ¹⁾ in het losse bindweefsel dat de spier omgeeft achter. De eenige vaatlaesie hierbij is de doorsnijding van een paar kleine bloedvaten, die het meest distale stuk van de spier gedeeltelijk van bloed voorzien. Volgens deze methode wordt meer dan drie vierden van de spier vrij gemaakt, terwijl zij geheel in verband met haar zenuwen blijft. De los gemaakte spier hangt nu vrij en vlak langs het onderbeen, terwijl de huid er weer zooveel mogelijk omheen gelegd werd, zonder te veel weerstand te veroorzaken. Uit de lymphruimten, door de huidsnede geopend, stroomde zeer langzaam lympe af, die de spier bevochtigd hield; bovendien werd door watten in zoutsolutie gedrenkt, zooveel mogelijk uitdroging voorkomen. Door middel van een haakje, evenals bij de uitgesneden spieren beschreven, werden de lengteschrijver en het glazen vat aan de spier opgehangen. Als registratie-toestel gebruikte ik een kymographion, vervaardigd door Kagenaar. De zoo verkregen curven werden na vernissen van het cylinderpapier uitgemeten. Er is door Blix ²⁾ op gewezen, dat vernissen het papier deformeert en daarom heeft hij zijne metingen aanniet gevernisd papier uitgevoerd. Het door mij gebruikte papier onderging door het vernissen eene in beide richtingen gelijke, zeer kleine en bij benadering homogeen-lineaire deformatie, zoodat deze, bij de wijze waarop de curven werden uitgemeten, van geen merkbaren invloed kon zijn. Bovendien werd de voorzorg genomen geen curven te gebruiken, die minder dan 2 cM. van de randen van het papier verwijderd waren.

¹⁾ Ik volg hoofdzakelijk de nomenclatuur van Gaupp. Anatomie des Froches.

²⁾ M. Blix. Skand. Arch. f. physiol. Bd. III. 1892. p. 295.

METHODE VAN METEN.

Bij het uitmeten der curven werd de lijn geschreven door het signaal als abscis gebruikt en op verschillende punten de bijbehorende ordinaten gemeten.

Als meetwerktuig gaf ik de voorkeur aan eene stalen liniaal in halve millimeters verdeeld, boven meer samengestelde instrumenten. Onder eene loep kon met groote zekerheid deze halve millimeter in vijfde deelen geschat worden, wat neerkomt op het schatten van tiende deelen. Eveneens was het mogelijk de helft te bepalen en zoo 2.5 en 7.5 tiende te schatten, waarbij de vijf in de eerste decimaal denzelfden graad van nauwkeurigheid als de geschatte tienden bezit. Het is echter mogelijk de schatting iets verder te drijven en zoo is aan sommige cijfers het teeken (+) toegevoegd om aan te toonen, dat de gekozen grootheid te klein is en er iets bijgedaan moet worden. In denzelfden zin is het (—) teeken gebruikt. Van de grootheden door deze beide teekens voorgesteld weten wij, dat zij grooter dan nul en kleiner dan een half tiende moeten zijn. Wanneer twee opvolgende grootheden, wier verschil berekend moet worden, ieder van een verschillend teeken zijn voorzien, wordt dit als een half tiende in rekening gebracht. In gevallen waar deze kleine, door een teeken voorgestelde grootheid zeer dicht een half tiende nadert en daardoor den eenen keer een zeker getal voorzien van een plusteeiken wordt gemeten, den anderen keer een getal dat daarvan eene eenheid verschilt met een minusteeiken, is eene vijf in de eerste decimaal geschreven; doch de graad van nauwkeurigheid dezer vijf is veel geringer dan die ontstaan is door de schatting van 2.5 tiende. In sommige gevallen is de rij metingen een of twee tienden eener secunde verschoven en

zoo de onzekerheid vermeden. Aangezien het cijfer opgegeven voor de lengtetoename der spier steeds als verschil van twee getallen berekend is, omdat het signaal en de lengteschrijver bij het begin niet samenvielen, is het in de tabellen niet meer zichtbaar hoe de vijf in de eerste decimaal is ontstaan, doch bij de berekening is daarop acht gegeven. Bij het meten viel de lijn geschreven door het signaal samen met eene deelstreep, terwijl van de curve de buitenrand genomen werd.

OVER UITREKBAARHEID.

Wanneer een lichaam onder invloed eener toenemende belasting in de lengte wordt uitgerekt, kan ik van oogenblik tot oogenblik de lengte van dat lichaam meten, die telkens aan een bepaalde belasting beantwoordt en het algemeene symbool

$$L = f. (p)$$

L = de lengte
 p = de belasting

zal daarvan de voorstelling zijn.

De deformatie die van deze uitrekking het gevolg is, bepaalt zich niet alleen tot de lengterichting, doch ook de dwarsdoorsneden worden vervormd. Een volumenverandering kan deze deformatie begeleiden. Als tweede begeleidend verschijnsel treedt een temperatuursverandering op. Aangezien de deformatie niet oogenblikkelijk tot een evenwichtstoestand voert, wordt het verschijnsel door elastische nawerkingen gecompliceerd.

De gedachtengang van Wundt ¹⁾ volgend, kunnen wij den vorm

$$L = f. (p)$$

¹⁾ Wundt. Verhandl. d. Naturh. Med. Vereins zu Heidelberg. Bd. 2. 1859—1862. p. 33.

met behulp van het theorema van Maclaurin ontwikkelen in een convergeerende reeks, naar de opklimmende machten van p , aangezien de voorwaarde waaraan deze ontwikkeling gebonden is, in ons geval is vervuld.

$$L = L + Ap + Bp^2 + Cp^3 + \dots$$

Voor $p = 0$ wordt $L = L$.

L is dus de aanvankelijke lengte, die aan een belastingstoename nul beantwoordt. Noemen wij l de toename in lengte, die met een bepaalden aangroei der belasting overeenkomt, dan is:

$$L - L = l$$

en het verband tusschen toename in lengte en aangroei der belasting is voor te stellen door:

$$l = Ap + Bp^2 + Cp^3 + \dots$$

Wertheim ¹⁾, bij zijne proeven met metaaldraden de uitkomsten der vroegere onderzoekers bevestigend, besloot tot de evenredigheid tusschen toename der lengte en toename der belasting, overeenkomstig de formule:

$$l = Ap$$

klaarblijkelijk termen met hooger machten van p verwaarloozend. De uittrekkingscurve is in dit geval een rechte lijn en de uitrekbaarheidscoëfficiënt eene constante.

Tot dezelfde uitkomst ²⁾ voerden proeven met spieren van kikkers, wier zenuw doorgesneden was, indien de aanvangsbelasting gering en de toename daarvan 5 tot 8 gram niet te boven ging. Voor belastingstoename boven 5 tot 8 gram, en 30 gram niet overschrijdend, mag echter de tweede term niet meer ten opzichte van den eersten ver-

¹⁾ Wertheim. Ann. de chim. et de phys. III s. T. 12. 1844. p. 407.

²⁾ Wundt, v. Wittich, e. a. Handbuch der physiologie. Ausg. Dr. L. Hermann. Bd. I. 1879.

waarloosd worden, al is de coëfficiënt zeer klein, en het verband tusschen belastings- en lengtetoename wordt bij benadering voorgesteld door:

$$l = A p + B p^2.$$

Graphisch beantwoordt dit aan eene parabool. Wertheim ¹⁾, die met grooter aanvangsbelasting begon en zijne proeven aan uitgesneden spieren over veel grooter belastingsinterval uitbreidde, koos als benadering voor zijne metingen den vorm:

$$l^2 = A' p + B' p^2.$$

De meeste latere onderzoekers hebben hetzelfde verband teruggevonden, doch Blix ²⁾, die met zeer groote nauwkeurigheid de proeven van Wertheim herhaalde, kwam tot de zeer voorzichtige uitspraak, »mit der Variation, welche sich in diesen Curven kund giebt vor Augen scheint es nicht unmöglich, durch passende Wahl von Zeitintervallen zwischen Wechsel der Belastung und Ablesung der Längen Punkte zu erhalten, welche in eine Curve hyperbolischer Form passen,« Het is zeer duidelijk, dat waar de aanvangsbelasting aanzienlijker is en het interval waarover de belastingstoename zich uitbreidt grooter, de hyperbool eene geschiktere benadering zal zijn, al is de aansluiting in het begin ook geringer.

Thompson ³⁾ de proeven van Wertheim met metaaldraden met zeer groote voorzorgen herhalend, kwam tot de benaderingsformule:

$$l = A p + B p^2 + C p^3$$

klaarblijkelijk termen met hooger machten van p dan de derde verwaarloozend. Deze vormen zijn empirische formules en de nauwkeurigheid van de methode in verband

¹⁾ Wertheim. Ann. de chim. et de phys. III s. T. 21. 1847. p. 385.

²⁾ M. Blix. Skand. Archiv. f. physiol. IV. Bd. Zweite Abhandl. 1893.

³⁾ J. O. Thompson. Wiedemanns Ann. Bd. XLIV. 1891. p. 555.

met het object dat gemeten wordt, bepaalt den term, waarbij de reeks zal worden afgebroken.

In deze gevallen is echter de uitrekbaarheidscoëfficiënt niet meer constant, doch afhankelijk van de grootte der belastingstoename en daarmee veranderlijk. Wij kunnen dus de grootte van de uitrekbaarheid in dat geval alleen berekenen uit een zeer kleine belastingstoename, waaraan een kleine lengtetoename beantwoordt en streng genomen zal het eerste differentiaalquotient ($\frac{d l}{d p}$) daarvan het symbool zijn. Dit quotient geeft aan de toename in lengte voor de eenheid van toename der belasting, berekend uit een oneindig kleine belastingsaangroeiing en is daarom een maat van de uitrekbaarheid op dat oogenblik.

Wanneer wij nu de elastische eigenschappen van rustende spieren onderzoeken, rijst in de eerste plaats de vraag, welke de invloed der bijkomende verschijnselen zal zijn.

Aangezien wij weten, dat eene zich samentrekkende spier een zeer kleine (Erman, Valentin, Engelmann, e. a.) volumenverandering ondergaat, ligt het voor de hand aan te nemen, dat bij eene kleine deformatie in tegengestelden zin door uitrekking, de verandering van het volumen, zoo zij bestaat, zoo gering zal zijn, dat haar invloed op den vorm der uitrekkingcurve buiten rekening gelaten mag worden. De zeer kleine temperatuursverhooging, die de spier bij hare uitrekking ondergaat, kan evenmin van merk-baren invloed zijn. Over de elastische naverschijselen ligt een groot materiaal opgestapeld in de proeven van Blix, zonder dat het gelukt is daaruit een vorm af te leiden, die bij benadering het verschijnsel weergeeft. Zoowel uit deze proeven als uit de mijne blijkt, dat de elastische naverschijselen niet groot zijn en geen discontinuïteiten vertoonen. Hun invloed op het kleine interval, tusschen de twee metingen

gelegen, waaruit het differentiaalquotient berekend wordt, mag dus bij benadering verwaarloosd worden.

OVER TONUSCURVEN.

De uitrekkingscurven der spieren in verband met hun reflexapparaat, waaruit volgens definitie de tonus berekend wordt, zal ik daarom tonuscurven noemen en het differentiaalquotient, dat daarvan de maat is, het tonusquotient. Het opklimmen tot een tonuscoëfficient, analoog aan de uitrekbaarheidscoëfficient, door eene reductie tot eenheid van lengte en eenheid van doorsnede, heeft geen zin, aangezien wij niet kunnen verwachten, vergelijkbare waarden te vinden. Wij kunnen niet verder gaan, dan tot het vinden van eene wet, die onder dezelfde omstandigheden, voor alle spieren gelijk is, doch voor ieder in het bijzonder met hare eigen arbitraire constanten, bepaald door factoren aan ons geheel onbekend.

Het resultaat der metingen dezer curven wordt aldus voorgesteld:

1^{ste} kolom: belastingstoename p in grammen. Aangezien deze toename evenredig met den tijd is, stellen de cijfers dezer kolom den tijd in seconden voor, terwijl c_1 de belastingsaangroei per secunde is.

2^{de} kolom: Differentiewaarde van p , waarvoor de bijbehorende differentiewaarde van l berekend wordt.

3^{de} kolom: Toename in lengte, telkens van hare beginwaarde uit gemeten. De getallen stellen de lengten der gemeten ordinaten voor in tienden van millimeters; c_2 is de reductiefactor tot werkelijke lengtetoename in centimeters.

4^{de} kolom: Differentiewaarde van l .

5de kolom: Grootte van het tonusquotient berekend als gemiddeld uit de beide waarden van $\frac{\Delta l}{\Delta p}$; $c_3 = \frac{c_2}{c_1}$.

P aanvangsbelasting.

L lengte van de spier onder invloed der aanvangsbelasting.

T tijd.

V vergrooting door den lengteschrijver.

Het aanvangsgedeelte der curven is door de inrichting der proef misschien minder betrouwbaar en daarom niet voor meting gebruikt.

Tabel I, II, III geven het resultaat der metingen van drie tonuscurven. Figuur I ¹⁾ is de reproductie, van de tonuscurve waaraan tabel III ontleend is.

Tab. I. 13de curve. 10/XI '99.

p	Δp	l	Δl	$\frac{d l}{d p}$
0.0 c_1		0. c_2		
	-0.5 c_1	5		
3.0	+ 0.5	7.5	2.5 c_2	5 c_3
		10—		
	— 1.0	15		
6.2	+ 1.0	19	4	4
		23—	4	
	— 1.0	38—		
12.6	+ 1.0	41	3	3
		44—	3	
	— 1.0	69—		
25.4	+ 1.0	71	2	2
		73	2	
	— 1.0	96		
41.4	+ 1.0	97.5	1.5	1.5
		99—	1.5	
42.4		99—		
P = 1.88 p = 24.57 V = 9.4				
$c_1 = 0.58 c_2 = \frac{1}{9.4} 10^{-2} c_3 = 0.0018$				

Tab. II. 5de curve 15/IX '99.

p	Δp	l	Δl	$\frac{d l}{d p}$
0.0 c_1		0 c_2		
	-0.5 c_1	9		
3.0	+ 0.5	12	3 c_2	6 c_3
		15	3	
	— 1.0	24		
6.2	+ 1.0	29—	5	5
		34—	5	
	— 1.0	53		
12.6	+ 1.0	57	4	4
		61	4	
	— 1.0	93		
25.4	+ 1.0	96	3	3
		99	3	
33.5		114		
P = 1.86 p = 28.22 V = 9.4				
$c_1 = 0.842 c_2 = \frac{1}{9.4} 10^{-2} c_3 = 0.0013$				

¹⁾ Bij het opplakken ter wille der reproductie ondergaan deze curven geringe, eenigszins onregelmatige deformaties.

Tabel III. 9de curve. 6/XII '99.

p	Δp	l	Δl	$\frac{dl}{dp}$
0.0 c_1		0 c_2		
	-0.5 c_1	9		
3.0	+ 0.5	12+	3 c_2	6 c_3
		15+	3	
	- 1.0	26-(?)	?	
6.2	+ 1.0	32+	5	5
		37+		
	- 1.0	59+		
12.6	+ 1.0	63+	4	4
		67+	4	
	- 1.0	103		
25.4	+ 1.0	106	3	3
		109	3	
35.0		128		
$P = 1.9 p = 27.14 V = 9.3$ $c_1 = 0.775 c_2 = \frac{1}{9.3} 10^{-2} c_3 = 0.0014$				

Uit deze proeven blijkt, dat binnen het gemeten interval aan opvolgende belastingstoenamen, die naar hunne grootte termen eener meetkundige reeks vormen, tonusquotienten beantwoorden, wier waarden als termen eener rekenkundige reeks zijn voor te stellen. Dit resultaat is ook zoo te formuleeren, dat er logaritmisch verband bestaat tusschen de grootte der opvolgende tonusquotienten en der overeenkomstige belastingstoenamen.

Indien het juist is, dat de uiteinden der afferente spierzenuwen door rekking der spier geprikkeld worden, zooals door velen, waaronder Fick, Heidenhain en later door Mommsen, Benedicenti, Gowers en Sherrington beweerd is, dan moet in mijne proeven de grootte van het spannend gewicht een maat van dien prikkel zijn. Is dus p het spannend gewicht, dan moet $C_1 p$ de grootte van dezen prikkel voorstellen. Het aan dezen prikkel gebonden effect is de overeenkomstige grootte van den tonus, en volgens

definitie voor te stellen door $C_2 \frac{dl}{dp}$

De door Fechner uit de proeven van Weber afgeleide wet, waarvan gebleken is, dat zij binnen een bepaald interval der prikkelingsgrootte, deze aan haar effect verbindt, hier toepassend, komen wij tot het volgend verband:

$$C_1 p = e^{C_2 \frac{dl}{dp}} \text{ } e \text{ basis der nep. log.}$$

Deze vergelijking is aldus aan de metingen te toetsen:

$$C_2 \frac{d l}{d p} = \lg n. C_1 p.$$

$$C_2 d l = d p. \lg n. C_1 + d p. \lg n. p.$$

$$C_2 \int_L^{L+l} d l = \lg n. C_1 \int_0^p d p + \int_0^p \lg n. p. d p.$$

$$l = A. p + B. p. \lg n. p.$$

$$A = \frac{\lg n. C_1 - 1}{C_2}$$

$$B = \frac{1}{C_2}$$

Aangezien met het toenemen der belasting het tonus-quotient afneemt, moet C_2 en daarmee B eene negatieve grootheid zijn.

Tab. IV.

A = 0.00724 B = — 0.00080		
p.	l. gem.	l. ber.
3.0 ^c ₁	0.013	0.017
6.2	0.030	(0.030)
12.6	0.060	0.057
25.4	0.102	(0.102)
33.5	0.121	0.129

Tab. V.

A = 0.00925 B = — 0.00144		
p.	l. gem.	l. ber.
3.0 ^c ₁	0.017	0.020
6.2	0.036	(0.036)
12.6	0.064	0.062
25.4	0.104	(0.104)
30.9	0.116	0.119

Tab. VI.

A = 0.00777 B = — 0.00103		
p.	l. gem.	l. ber.
3.0 ^c ₁	0.016	0.019
6.2	0.035	(0.035)
12.6	0.065	0.063
25.4	0.110	(0.110)
27.1	0.113	0.111

In tabel IV, V, VI, berekend resp. uit tabel II, VIII, IX, zijn in twee kolommen naast elkaar voor bepaalde waarden der belasting, de gemeten en de met hulp der formule berekende grootheden voorgesteld. De beide constanten A en B zijn steeds uit twee metingen bepaald.

Afziend van de waarde dezer afleiding, die op de wet van Fechner steunt, welker deductie niet geheel gemotiveerd

Tab. VII. 11/XI '99.

p	Δp	l	Δl	$\frac{d l}{d p}$
0.0 c_1		0. c_2		
	-0.5 c_1	9 ⁻		
3.0		11 ⁺	2.5 c_2	5 c_3
	+ 0.5	14 ⁻	2.5	
	- 1.0	21	4	
6.2		25	4	4
	+ 1.0	29	4	
	- 1.0	48 ⁺ (?)	?	
12.6		50 ⁻		3
	+ 1.0	53 ⁻	3	
	- 1.0	80		
25.4		82	2	2
	+ 1.0	84	2	
30.9		109		
$P = 1.86 \quad p = 25.38 \quad V = 9.4$ $c_1 = 0.821 \quad c_2 = \frac{1}{9.4} 10^{-2} \quad c_3 = 0.0013$				

Tab. VIII. 11/XI '99.

p	Δp	l	Δl	$\frac{d l}{d p}$
0.0 c_1		0 c_2		
	-0.5 c_1	13 ⁺		
3.0		16	3 c_2	6 c_3
	+ 0.5	19	3	
	- 1.0	29 ⁻		
6.2		34 ⁻	5	5
	+ 1.0	39 ⁻	5	
	- 1.0	57		
12.6		61	4	4
	+ 1.0	65 ⁻	4	
	- 1.0	95		
25.4		98	3	3
	+ 1.0	101	3	
30.9		109		
$P = 1.86 \quad p = 26.33 \quad V = 9.4$ $c_1 = 0.852 \quad c_2 = \frac{1}{9.4} 10^{-2} \quad c_3 = 0.0012$				

is, mogen wij toch op grond der metingen deze formule als benadering van de uittrekkings-curve der tonische spier beschouwen, binnen het gekozen interval der belasting.

Preyer, ²⁾ die in zijnen veel gekritiseerden arbeid, op onjuiste gronden, de Fechnersche wet in de spierphysiologie trachtte in te voeren, kwam voor rustende spieren tot het onjuiste besluit »dass (in der That) die Dehnungen parallel-faseriger Muskeln in der Ruhe proportional sind dem Logarithmen der sie veranlassenden Gewichte».

Om na te gaan, in hoeverre deze reflextonus onafhankelijk is van meer centraal gelegen deelen van het zenuwstelsel, werd het ruggemerg tusschen de 1^{ste} en 2^{de} wervel doorsneden. De uitslag der metingen is voorgesteld in tabel VII en VIII beiden aan denzelfden kikkorsch ontleend. De curve waaraan tabel VII beantwoordt was de 7^{de}, een half uur na de doorsnijding der medulla

¹⁾ W. Preyer. Pflügers arch. V. Bd. 1872. Pag. 303.

geschreven; tabel VIII geeft het resultaat der 14^{de} curve, waarvan figuur II de reproductie is. Ten bewijze, dat ook in dit geval de afgeleidde formule bij benadering aan de metingen beantwoordt, is tabel V uit tabel VIII berekend.

INVLOED DER ZENUWDOORSNIJDING.

De invloed van het reflexapparaat op de spier vernietigend, werd de N. tibialis doorsneden. Hiertoe werd boven de knie aan de dorsale zijde, de N. ischiadicus opgezocht, waar deze zich in zijne beide stammen splitst. Tusschen de Mm. semimembranosus en iliofibularis indringend, werd de zenuw blootgelegd, groote zorg dragend de bloedvaten niet te schenden. De laatstgenoemde spier diende als wegwijzer, aangezien craniaal de N. peroneus en caudaal de N. tibialis verloopt. Om de blootgelegde zenuw werd eene draadlis gelegd, waaraan zij bij de doorsnijding te voorschijn gehaald werd. Hierdoor wordt de spier zoowel van zijne afferente als efferente baan gescheiden.

Nadat eenige tonuscurven geschreven waren, werd de zenuw, toen de spier onder maximale belasting een constante lengte bereikt had, doorgesneden. Hierop nam de spier snel in lengte toe; weer constant geworden werd zij ontlast en keerde aanvankelijk snel, vervolgens zeer langzaam tot eene constante lengte terug. Daarna werd weder een uittrekkingscurve geschreven.

Tabel IX en X geven de metingen dezer doorsnijdingsproef. De kikker voor deze proef gebruikt was groot, eenigszins torpide en vertoonde geen peesreflex. De curve waarvan tabel X de metingen weergeeft, is 4 % in de lengte gedeformeerd, zoodat de overeenkomstige quotienten direct ver-

Tab. IX. 2/XII '99.

T	p	Δp	l	Δl	$\frac{d l}{d p}$
	0.0 c_1		0. c_2		
		- 0.5 c_1	8 ⁺	3 c_2	
	3.0		11	3	6 c_3
		+ 0.5	14 ⁻		
		- 1.0	215.	5	
	6.2		26.5	5	5
		+ 1.0	31.5		
		- 1.0	49	4	
	12.6		53	4	4
		+ 1.0	57		
		- 1.0	82	3	
	25.0		85 ⁻		3
25.2	25.2		85		
29.8		†	10 = 77	daarna	
			87	constant	
45.2	Doorsnijding van de zenuw		9 c_2		
59.2			10 + 86	daarna	
			96	constant.	
67.4	Ontlasting van de spier.		10 + 3	daarna	
			13	constant	
			13 c_2		
P = 3.9 p = 27.00 V 9.3 L = 3.2					
$c_1 = 1.06$ $c_2 = \frac{1}{9.3} 10^{-2}$ $c_3 = 0.0010$					

† 10 = afstand waarover het signaal neergevallen is.

toename van 13 $c_2 = 0.014$ cM. achter. Was er langer gewacht, dan zou het verschil in lengtetoename tusschen de belaste en onbelaste spier zeker geringer geweest zijn. De gemiddelde waarde 0.012 kiezend, onderging de spier dus eene lengtetoename van 0.38 %. De aanvangslengte der spier is bepaald door de uitgesneden spier onder invloed harer aanvangsbelasting te meten. Tabel X geeft de metingen der direct opvolgende uittrekkingscurve.

Tab. X.

p	Δp	l	Δl	$\frac{d l}{d p}$
0.0 c_1		0. c_2		
	- 0.5 c_1	8	2 c_2	
3.15		10	2	4 c_3
	+ 0.5	12		
	- 1.0	21	4	
6.45		25	4	4
	+ 1.0	29 ⁻		
	- 1.0	45 ⁺	3	
13.1		48	3	3
	+ 1.0	51 ⁻		
	- 1.0	76 ⁻	1	
26.4		77 ⁻	0.5	1
	+ 0.5	77 ⁺		
27.4		78 ⁻		
P = 3.9 p = 27.675 V = 9.3				
$c_1 = 1.02$ $c_2 = \frac{1}{9.3} 10^{-2}$ $c_3 = 0.0010$				

gelijkbaar zijn. De zenuw-doorsnijding had plaats onder eene totale belasting van 30.9 gram. De verlen-ging, die op de doorsnijding volgde bedroeg 9 $c_2 = 0.0097$ cM. en kwam in 14 secun-den tot stand. Na de ont-lasting bleef eene lengte-

Tab. XI. 3/XII '99.

T	p	Δp	l	Δl	$\frac{dl}{dp}$
	0.0 c_1		0. c_2		
	3.0	-0.5 c_1	12	3 c_2	6 c_3
		+ 0.5	15	3	
		- 1.0	18		
	6.2		28	5	5
		+ 1.0	33	5	
		- 1.0	38		
	12.6		57	4	4
		+ 1.0	61	4	
		- 1.0	65		
	25.4		99 ⁺	3	3
		+ 1.0	102	?	
27.1	27.1		104 (?)		
			105		
33.7	Doorsnijding van de zenuw		5 + 103	}	daarna constant
40.6			108		27 c_2
67.1			5 + 130		daarna constant
	ontlasting van de spier		135	}	daarna constant
76.1					
118.9			5 + 27		32 c_2
			32		
P = 1.9 p = 26.19 V = 9.3 L = 3.0					
$c_1 = 0.966$ $c_2 = \frac{1}{9.3} \cdot 10^{-2}$ $c_3 = 0.0011$					

De kikker voor deze proef gebruikt, vertoonde duidelijk een peesreflex en was zeer levendig. De doorsnijding had plaats bij eene totale belasting van 28.09 gram; de opvolgende verlenging bedroeg 27 $c_2 = 0.029$ cM. en ontstond in ongeveer 27 secunden. Na ontlasting werd eene blijvende verlenging van 32 $c_2 = 0.034$ cM. waargenomen. Gemiddeld 0.031 kiezend, bedroeg de toename in lengte ruim 1 %.

Fig. III is de reproductie der bijbehorende curve.

Een derde proef van $\frac{1}{XII}$ 99 met een kikker, die peesreflexen had, gaf eene lengtetoe name van

0.5 %. De toename in lengte, die op doorsnijding der zenuw volgt, is dus voor verschillende individuen wisselend in grootte zooals ook door anderen gevonden is.

OVER UITREKKINGSCURVEN.

Nadat de zenuw doorsneden is en de spier van haar reflexboog gescheiden, is er van tonus geen sprake meer. Dien overeenkomstig vertoont de uittrekkingscurve een

geheel anderen vorm. Aanvankelijk is het uitrekbaarheidsquotient constant, daarna daalt dit quotient evenredig met de toename der belasting voor het interval waarover de proef zich uitstrekt. Tabel XII is het resultaat der metingen

Tabel XII. 3/XII 99

p	Δp	l	Δl	$\frac{dl}{dp}$
0.0 c_1		0. c_2		
1.0		4		
2.0		9		
3.0		14		
4.0		19		
5.0		24		
6.0		29		
7.0		34 ⁻		
	-1.0 c_1	49 ⁺		
12.0		53	4	4
	+ 1.0	57	4	
	- 1.0	71	3 ⁻	
18.0		74	3	3
	+ 1.0	77	3	
	- 1.0	83	2	
24.0		85	2	2
	+ 1.0	87	2	
	- 1.0	95 (?)	(?)	
30.0		97.5	1 ⁺	1 ⁺
	+ 1.0	99 ⁻	1 ⁺	
31.8		100		
P = 1.9 p = 28.62 V = 9.3				
$c_1 = 0.900 c_2 = \frac{1}{9.3} \cdot 10^{-2} c_3 = 0.0012$				

Tabel XIII. 2/XII 99.

p	Δp	l	Δl	$\frac{dl}{dp}$
0.0 c_1		0 c_2		
0.9		1		
1.9		5		
2.9		9		
3.9		13		
4.9		16 (?)		
5.9		20		
6.9		24		
7.9		28		
8.9		32 ⁻		
	-1.0 c_1	52 ⁻		
16.0		55 ⁻	3	3
	+ 1.0	58	3	
	- 1.0	71 ⁺		
24.0		73 ⁺	2	2
	+ 1.0	75	2	
	- 1.0	86 ⁻		
32.0		87	1	1
32.1		87		
P = 3.9 p = 28.745 V = 9.3				
$c_1 = 0.895 c_2 = \frac{1}{9.3} \cdot 10^{-2} c_3 = 0.0012$				

van de 2de curve volgend op de doorsnijding der zenuw waarvan tabel XI de metingen weergeeft. Tabel XIII geeft de metingen der 7de curve volgend op de sectie van de zenuw waarvan tabel IX de voorstelling is. Figuur IV is de bijbehorende curve, een halfuur na de doorsnijding geschreven.

Uit het verband tusschen de belastingstoename en het uitrekbaarheidsquotient door integratie de vorm der uitrekingscurve afleidend, blijkt, dat het aanvangsgedeelte overeenkomend met het constante quotient eene rechte lijn is.

Dit rechtlijnig gedeelte stemt overeen met eene toename der belasting, welke in verschillende proeven 5.5—9 gram niet te boven gaat. Hierop volgt een kort overgangsgebied en daarboven bestaat het verband:

$$\frac{d l}{d p} = A + 2 B p$$

overeenkomend met:

$$l = A p + B p^2$$

wanneer, evenals vroeger onder l , de toename in lengte onder p de overeenkomstige toename der belasting verstaan wordt.

Tabel XIV, XV, XVI ontleend resp. aan tabel X, XII en XIII, geven de gemeten en de met behulp dezer vergelijking berekende waarden der lengtetoenamen. In tabel XVI zijn in de vierde kolom de berekende waarden der lengte gegeven overeenkomstig de Wertheimsche wet:

$$l^2 = A_I p + B_I p^2$$

Uit de cijfers dezer 4^{de} kolom blijkt, dat voor grootere belastingstoenamen de overeenstemming voldoende is, om een tak eener hyperbool als benadering der uittrekkingscurve te beschouwen.

Tab. XIV.

A = 0.00441		
B = — 0.00005		
p.	l.gem.	l.berek.
5.45 c ₁	0.0226	0.0229
6.45	0.0269	(0.0269)
7.45	0.0318	0.0306
12.1	0.0484	0.0468
13.1	0.0516	0.0500
14.1	0.0548	0.0531
25.4	0.0817	0.0807
26.4	0.0828	0.0825
27.1	0.0839	(0.0839)

Tab. XVI.

A = 0.00499 A _I = 0.000178			
B = — 0.00006 B _I = 0.0000045			
p.	l.gem.	l.berek.	l.ber. I.
7.9 c ₁	0.0301	0.0323	0.0385
8.9	0.0344	0.0359	0.0413
9.9	0.0376	0.0363	0.0422
15.0	0.0559	0.0561	0.0579
16.0	0.0591	(0.0591)	(0.0591)
17.0	0.0623	0.0621	0.0612
23.0	0.0764	0.0773	0.0746
24.0	0.0785	0.0795	0.0768
25.0	0.0807	0.0816	0.0790
32.1	0.0935	(0.0935)	(0.0935)

Tabel XV.

A = 0.00633		
B = — 0.000097		
p.	l.gem.	l.berek.
6.0 c ₁	0.0312	0.0313
7.0	0.0366	0.0368
11.0	0.0527	0.0531
12.0	0.0570	(0.0570)
13.0	0.0613	0.0608
17.0	0.0763	0.0735
18.0	0.0796	0.0771
19.0	0.0827	0.0798
23.0	0.0893	0.0894
24.0	0.0914	(0.0914)
25.0	0.0935	0.0933
30.0	0.105	0.100
31.8	0.107	0.102

De spier, wier afferente en efferente banen doorsneden zijn, gedraagt zich dus volkomen hetzelfde als andere elastische lichamen, dezelfde empirische benaderingsformule volgend.

Den invloed bestudeerend van den achterwortel op den tonus, injecteerde ik cocaine in het ruggemergskanaal, de naald instekend tusschen den tweeden en derden wervel. Op deze wijze werd 0.2 Ccm eener 1 % oplossing ingespoten. Oogenblikkelijk daarop volgt

eene zeer sterke atonie. De kikker ligt plat, zonder eenige beweging, met slappe spieren, opgeheven corneareflex en zonder reactie, zelfs op krachtige huidprikkel, terneer. De cocaine injectie werd gekozen als minder ingrijpende operatie dan het blootleggen en doorsnijden van eenige achterwortels, aangezien Mommsen ¹⁾ en Sherrington ²⁾ hadden gevonden, dat cocaine zeer snel den tonus opheft. Of deze cocaine injectie in quantitatieven zin aan doorsnijding der achterwortels gelijkwaardig is, weet ik niet.

Tabel XVII geeft de metingen eener 8ste curve, een half uur na de injectie geschreven; tabel XVIII is aan een anderen kikvorsch ontleend, kort na de inspuiting geregistreerd; figuur V is de bijbehorende curve.

Het aanvangsgedeelte dezer uitrekkingscurven is eene rechte lijn evenals bij de spieren wier zenuw doorgesneden is, doch dit aanvangsstuk is korter en overschrijdt zelden eene belastingstoe name, die 5.5 gram te boven gaat.

¹⁾ l. c. pag. 29.

²⁾ Sherrington. Proc. R. Soc. London. Vol. LII 1893. pag. 556.

Tab. XVIII. 10/XII '99.

p	Δp	l	Δl	$\frac{dl}{dp}$
0.0 c_1		0 c_2		
1.0		3-		
2.0		11+		
3.0		19.5	8.5 c_2	
4.0		28-	(?)	8.5 c_3
5.0		37+	8.5	
6.0		46-		
7.0		53.5		
	-1.0 c_1	77	5	
12.0		82	5	5
	+ 1.0	87-		
	- 1.0	87-	$\frac{1}{2}$	
14.0		91	4	4
	+ 1.0	95	4	
	- 1.0	98+	3	
17.0		101	3	3
	+ 1.0	104		
	- 1.0	113+	2	
23.0		115	2	2
	+ 1.0	117		
	- 1.0	121	1.5	
27.0		122.5	1.5	1.5
	+ 1.0	124+		
30.0		127.5		
$P = 1.9 \quad p = 28.62 \quad V = 9.3$ $c_1 = 0.954 \quad c_2 = \frac{1}{9.3} \cdot 10^{-2} \quad c_3 = 0.0011$				

Tab. XVII. 6/XII '99.

p	Δp	l	Δl	$\frac{dl}{dp}$
0.0 c_1		0 c_2		
1.0		4+		
2.0		12-		
3.0		19+	7.5 c_2	7.5 c_3
4.0		27-		
5.0		34		
	-1.0 c_1	51-	5	
9.0		56	5	5
	+ 1.0	61		
	- 1.0	75	4	
14.0		79	4	4
	+ 1.0	83		
	- 1.0	97	3	
20.0		100	3	3
	+ 1.0	103		
	- 1.0	112.5	2.5	
25.0		115	2.5	2.5
	+ 1.0	117.5		
29.0		125		
$P = 1.9 \quad p = 28.755 \quad V = 9.3$ $c_1 = 0.991 \quad c_2 = \frac{1}{9.3} \cdot 10^{-2} \quad c_3 = 0.0011$				

Voor het verdere deel der curve zijn de opvolgende belastingstoename bepaald, die overeenstemmen met uitrekbaarheidquotienten opklimmend met gelijke verschillen. In deze proeven zijn de eerste verschillen der belastingstoename:

Tab. XVII 5 c_1 , 6 c_1 , 10 c_1 .

Tab. XVIII 2 c_1 , 3 c_1 , 6 c_1 , 8 c_1 . Hieruit blijkt, dat de verandering van het uitrekbaarheidsquotient minder snel geschiedt dan de toename der belasting, doch sneller dan met een logarithmisch verband overeenstemt. De door

cocaine injectie atonisch gemaakte spieren, sluiten zich dus door het lineaire aanvangsgedeelte der uitrekkingcurve nauw bij die spieren aan wier zenuw doorsneden is, voor het overig deel nemen deze curven eene middenstelling in.

TONUSVERANDERING DOOR ANTAGONISTEN CONTRACTIE.

De analyse der gecoördineerde beweging, die zoo herhaaldelijk en ten deele met succes beproefd is, heeft steeds de samenwerking van antagonistische spiergroepen als punt van uitgang gekozen. Doch naarmate het onderzoek vorderde, bleek het steeds moeilijker, wat onder echte antagonisten was te verstaan, zoozeer grepen hunne werkingen ineen tot het voortbrengen der fijne, gecoördineerde beweging. En het bleek tevens, dat niet uitsluitend in tijd, naast elkaar gerangschikte contracties van verschillende spieren de gecoördineerde beweging tot stand brachten, doch dat wel degelijk afferente impulsen, uit de samentrekkende spieren op naburige groepen overgaand, hun spannings-toestand beheerschten.

Om experimenteel dezen invloed te bepalen, onderzocht ik de tonusverandering van den *M. gastrocnemius* tengevolge der contractie der praetibiale spieren. Hiertoe werd de huid over deze spieren geopend en voorzichtig, zonder druk twee electroden op de *Mm. tibialis anticus longus* en *peroneus* geplaatst. Zooals bij de algemeene beschrijving der methode vermeld is, was het been door naalden bevestigd. Bij de contractie, die op de prikkeling dezer dorsoflexoren volgde, had eene uiterst kleine buiging in de knie plaats door spanning van de fascie die zich over dit gewricht uitbreidt. Deze geringe flexie deed den femur

om de doorgestoken naald een weinig draaien, waardoor de inplanting van den M. gastrocnemius iets werd opgetild. Dit is de oorzaak van de zeer kleine verheffing in de curven zichtbaar op het oogenblik der contractie van de dorsoflexoren. De prikkelingsgrootte van den geïnduceerden stroom werd zoo gekozen, dat zij juist eene krachtige, continue contractie der praetibiale spieren te weeg bracht.

Twee methoden werden gebruikt ter bepaling van de tonusverandering in den M. gastrocnemius; eene tonuscurve schrijvend, werden over een bepaald interval deze antogonisten geprikkeld, in opvolgende proeven een verschillend gedeelte der tonuscurve kiezend. De tabellen die deze proeven weergeven, bevatten in de vijfde kolom de tonusquotienten buiten het prikkelingsinterval; de vermoedelijke

grootte van het tonusquotient in dit interval, zoo er niet geprikkeld ware, is door interpolatie uit deze waarden bepaald en door dikke cijfers aangeduid. In de 6^{de} kolom staan de tonusquotienten, zooals zij gemeten werden. De 7^{de} kolom, die de verhouding dezer beide quotienten bevat, geeft dus de grootte der tonusveranderingen tengevolge van de con-

Tab. XIX. 29/XI '99.

p	Δp	l	Δl	$\frac{d l}{d p}$	quot.
0.0 c_1		0 c_2			
3.0	-0.5 c_1	8+	3 c_2	6.25 c_3	
	+ 0.5	11+	3.25		
6.2	- 1.0	14.5	5	5	
	+ 1.0	25	5		
11.0	- 1.0	30	5	4.06	5 c_3 1.23
	+ 1.0	35	5		
19.0	- 1.0	37	4	3.13	3.75 1.20
	+ 1.0	42	3.5		
25.4	- 1.0	47	2.5	2.5	
	+ 1.0	68	2.5		
29.3		72-			
		75+			
		99.5			
		102			
		104.5			
		111			
$P = 1.9 \quad p = 29.97 \quad V = 9.3$ $c_1 = 1.02 \quad l_2 = \frac{1}{9.3} 10^{-2} \quad c_3 = 0.0011$ prikkelingstijd 8.4 — 12.4 17.9 — 21.4					

Tab. XX. 29/XI '99.

p	Δp	l	Δl	$\frac{dl}{dp}$		quot.
0.0 c_1		0. c_2				
	-0.5 c_1	15-	3 c_2	6 c_3		
3.0		18-	3			
	+ 0.5	21-				
	- 0.5	25-	3	5	6 c_3	1.20
6.5		28	6			
	+ 1.0	34				
	- 1.0	52	5	4	5	1.22
12.0		57-	2.5			
	+ 0.5	59+				
	- 1.0	76-	3.5	3.75		
15.0		79+	4			
	+ 1.0	83				
	- 1.0	101	3	3		
23.0		104-	1.5			
	+ 0.5	105+				
23.7		105.5				
$P = 1.9 \quad p = 27.945 \quad V = 9.3$ $c_1 = 1.48 \quad c_2 = \frac{1}{9.3} 10^{-2} \quad c_3 = 0.00091$ prikkelingstijd 5.9 — 12.8						

tractie der praetibiale spieren.

Bij de andere methode werden na elkaar twee tonus-curven geregistreerd. De eerste, terwijl de antagonisten tot contractie gedwongen werden, de tweede terwijl zij in rust verkeerden. Het verschil in de grootte der uitstroomsnelheid in beide proeven, maakte het noodzakelijk de tweede curve in de lengte

te deformeeren. Op deze wijze werden quotienten gemeten, die in beide gevallen telkens aan dezelfde grootte der belasting beantwoorden en dus onderling vergelijkbaar zijn. De 6^{de} kolom bevat de verhouding der tonus-quotienten en geeft dus een beeld van de tonusverandering onder invloed der contractie van antagonisten.

Tabel XIX (fig. VI B) en tabel XX (fig. VI C) geven de metingen der 15^{de} en 16^{de} curve. In beide gevallen hadden de praetibiale spieren met krachtige contracties op den prikkel geantwoord. Bij de proef van tabel XXI (fig. VI A), die aan de beide anderen onmiddellijk voorafging, was de contractie dezer antagonisten eene zwakke geweest.

Uit deze proeven blijkt, dat de grootte van de tonusverhooging van den M. gastrocnemius afhankelijk is van de kracht der contractie dezer praetibiale spieren.

Tab. XXI. 29/XI '99.

p	Δp	l	Δl	$\frac{dl}{dp}$	quot.
0.0 c_1		0 c_2			
	-0.5 c_1	10—(?)			
3.0		12	3 c_2	6 c_3	
	+ 0.5	15	3		
	+ 1.0	18			
	- 1.0	10			
	- 0.5	13—	5		
6.2		15		5	5.5 c_3 1.10
	+ 0.5	18	6		
	+ 1.0	21—			
	- 1.0	48+			
	- 0.5	50	4		
12.0		52		4	
	+ 0.5	54—	4		
	+ 1.0	56—			
	- 1.0	51—			
	- 0.5	53—	4		
15.8		55—	2	3.7	4 1.08
	+ 0.5	57—			
	- 1.0	89	3		
25.4		92	3	3	
	+ 1.0	95			
32.0		105			
$P = 1.9 \quad p = 27.81 \quad V = 9.3$ $c_1 = 0.87 \quad c_2 = \frac{1}{9.3} 10^{-2} \quad c_3 = 0.0012$ prikkelingstijd 4.6 — 9.8 13.2 — 17.2					

Tabel XXII (fig. VII A, B), XXXIII en XXIV geven de grootte der tonusverhooging volgens de tweede methode bepaald.

Beiden methoden geven als gemeenschappelijk resultaat, dat de tonusverhooging in een extensor tengevolge der krachtige isometrische contractie der flexoren ongeveer 25 % bedraagt.

Ter bepaling, welk deel van het geheele bewegingsapparaat als oorsprong dezer afferente impulsen is te beschou-

Tab. XXII. 30/XI '99.

p	Δp	l	Δl	$\frac{dl}{dp}$	quot.	p	Δp	l	Δl	$\frac{dl}{dp}$
0.0 c_1		0. c_2				0.0 c_1		0. c_2		
2.0						2.65				
5.0	- 0.5 c_1	27	3 c_2	6.5 c_1	1.24	6.65	- 0.5 c_1	24 ⁺	2.75 c_2	5.25 c_3
	+ 0.5	30 ⁺	7				+ 0.5	27	2.5	
	+ 1.0	34 ⁻						29.5		
	- 1.0	37					- 1.0	41	4	4
8.2	- 1.0	45	5	5	1.25	10.9	+ 1.0	45	4	
	+ 1.0	50 ⁻	5				+ 1.0	49		
		55					- 1.0	71 ⁻	2.5	2.75
	- 1.0	74 ⁻	3.5	3.5	1.27	19.4	+ 1.0	73 ⁺	3	
14.6	+ 1.0	77.5	3.5				+ 1.0	76 ⁺		
		81					- 1.0	91	2	2
	- 1.0	95 ⁺	2.5	2.5	1.25	27.9	+ 1.0	93	2	
21.0	+ 1.0	98 ⁻	2.5				- 1.0	95 ⁺	1.5	1.5
		100 ⁺					+ 0.5	101 ⁻	0.75	
	- 1.0	120 ⁻ 12*	2			32.5		101.5		
26.0	+ 1.0	122 ⁻ 12	2	2				102 ⁻		
		124 ⁻ 12				33.3				
27.6		125 ⁻ 12								
P = 1.9 p = 31.455 V = 9.3 c ₁ = 1.14 c ₂ = $\frac{1}{9.3} 10^{-2}$ c ₃ = 0.00094 prikkelingstijd 2.0 — 23.7						P = 1.9 p = 28.485 V = 9.3 c ₁ = 0.86 c ₂ = $\frac{1}{9.3} 10^{-2}$ c ₃ = 0.0013 deform. 33 %				

*) v/d verplaatsing v/h signaal.

wen, praepareerde ik de distale en proximale aanhechtingen der Mm. tibialis anticus longus en peroneus, en de distale insertie van den M. tibialis anticus brevis los, zonder daarbij bloedvaten of zenuwen te doorsnijden.

Tabel XXV—XXVIII geven in het kort vier dezer proeven, aan twee kikkers ontleend. Het valt op, dat in deze experimenten de tonusverhooging geringer is; hiervoor zijn twee oorzaken aan te voeren: ten eerste zal bij de los gepraepareerde spieren de spanningswisseling, die de contractie begeleid, geringer zijn, en ten tweede worden in dit geval geen fascies en pezen gespannen, geen bewegingen op het kniegewricht overgebracht, zooals duidelijk

Tab. XXIII. 30/XI '99.

p	Δp	l	Δl	$\frac{d l}{d p}$	quot.	p	Δp	l	Δl	$\frac{d l}{d p}$
0.0 c ₁		0. c ₂				0.0 c ₁		0 c ₂		
2.2		10+				2.9				
5.2	-0.5 c ₁	23+	3 c ₂	6 c ₃	1.33	7.0	-1.0 c ₁	21	4 c ₂	4.5 c ₃
	+ 0.5	26	3				+ 1.0	25+	5	
	- 1.0	29+				11.0	- 1.0	30		
8.4	+ 1.0	38	5	4.75	1.36		+ 1.0	37-	3.5	3.5
	- 1.0	43+	4.5				- 1.0	40+	3.5	
14.8	+ 1.0	48-				19.4	+ 1.0	44-		
	- 1.0	65-	3.5	3.5	1.40		- 1.0	63-	2.5	2.5
22.0	+ 1.0	68+	3.5				+ 1.0	65+	2.5	
	- 1.0	72-				29.5	- 1.0	67.5		
26.0	+ 0.5	87	2.5	2.5	1.43		+ 1.0	85-	1.5	1.75
	- 0.5	89.5	2.5				- 1.0	86+	2	
27.2	+ 0.5	92				35.0	+ 1.0	88+		
		111-13	1	2			- 1.0	94-	1	1.25
		112-13	1				+ 1.0	95-	1.5	
		113-13				38.3		96+		
		113 ⁺ -13						99		
P = 1.9 p = 27.405 V = 9.3 c ₁ = 1.01 c ₂ = $\frac{1}{9.3} 10^{-2}$ c ₃ = 0.0014 prikkelingstijd 2.2 — 23.8.						P = 1.9 p = 28.215 V = 9.3 c ₁ = 0.740 c ₂ = $\frac{1}{9.3} 10^{-2}$ c ₃ = 0.0016 deform. 33 %				

* v/d verplaatsing v/h signaal.

Tab. XXIV. 29/XI '99.

p	$\frac{d l}{d p}$	quot.	p	$\frac{d l}{d p}$
4.3 c ₁	6.25 c ₃	1.25	5.0 c ₁	5 c ₃
7.5	5	1.25	8.7	4
13.9	3.75	1.25	16.2	3
25.0	2.78	1.37	29.1	2
26.7	1.5		31.0	2
P = 1.9 p = 29.97 c ₁ = 1.08 c ₃ = 0.0010 prikkelingstijd 1.4 — 25.4		P = 1.9 p = 29.43 c ₁ = 0.934 c ₃ = 0.0012 deformatie 16.5 %		

Tab. XXV. 25/XI '99.

p	$\frac{d l}{d p}$	quot.
3.0 c ₁	6 c ₃	
6.2	4.5	5 c ₃
12.0	3.14	3.75
14.0	2.75	
24.0	1.5	
P = 2.88 p = 24.80 c ₁ = 0.98 c ₃ = 0.0011 prikkelingstijd 3.2 — 12.5		

zichtbaar is in figuur VIII, waar de kleine verheffing samen-
vallend met de contractie der antagonisten ontbreekt.

Tab. XXVI 25/XI '99.

p	$\frac{d l}{d p}$		quot.
3.0 c_1	6.5 c_3		
6.2	4.8	5.5 c_3	1.15
12.6	3.1	3.75	1.21
19.0	2.25		
25.0	1.5		
$P = 2.98$ $p = 28.35$ $c_1 = 1.08$ $c_3 = 0.0010$ prikkelingstijd 4.6—15.5			

Tab. XXVII 26/XI '99.

p	$\frac{d l}{d p}$		quot.
3.0 c_1	6 c_3		
6.2	5	5.75 c_3	1.15
12.6	4		
25.4	3		
$P = 1.9$ $p = 27.135$ $c_1 = 0.884$ $c_3 = 0.0012$ prikkelingstijk 4.6—10.7			

Tab. XXVIII 26/XI '99.

p	$\frac{d l}{d p}$		quot.
3.0 c_1	7 c_3		
6.2	6	6.75 c_3	1.12
12.6	5		
23.0	4		
$P = 1.9$ $p = 27.0$ $c_1 = 1.11$ $c_3 = 0.00097$ prikkelingstijd 3.3—8.6			

Door deze beide oorzaken zal de som der impulsen, langs affere-
rente banen opstijgend, geringer zijn.

Bij denzelfden kikker, waaraan
tabel XXVII ontleend is, werd ver-
volgens de medulla tusschen den
eersten en tweeden wervel door-
gesneden. Tabel XXIX (fig. VIII)
geeft de 8^{ste} curve en tabel XXX,
de 12^{de} curve na de doorsnijding

weer. Uit deze tabellen blijkt, dat de grootte der tonus-
verhooging onafhankelijk is van meer centraal gelegen
deelen van het zenuwstelsel.

De contractie der praetibiale spieren veroorzaakt dus
eene tonusverhooging in den M. gastrocnemius, die volgens
de definitie van tonus, meer uitrekbaar wordt.

In sommige proeven, waar kort na het prikkelingsinter-
val een tonusquotient bepaald werd, bleek dit quotient
iets grooter te zijn dan in verband met de overige, buiten

Tab. XXIX. 26/XI '99.

p	Δp	l	Δl	$\frac{dl}{dp}$	quot.
0.0 c_1		0 c_2			
	-0.5 c_1	8+	2.5 c_2	5 c_3	
2.8		10.5	2.5		
(3.0)	+ 0.5	13			
	- 0.5	10+	2.5	4.25	5 c_3 1.17
6.2		13—	5		
	+ 1.0	18			
	- 1.0	36—	4	3.5	4 1.14
12.6		40—	4		
	+ 1.0	44—			
	- 1.0	90	3	2.75	
25.4		93—	2.5		
	+ 1.0	95+			
	- 1.0	102+	2.5	2.25	
31.0		104.5	2		
	+ 1.0	106.5			
32.2		106.5			
$P = 2.685 \quad p = 25.27 \quad V = 9.3$ $c_1 = 0.785 \quad c_2 = \frac{1}{9.3} 10^{-2} \quad c_3 = 0.0014$ Prikkelingstijd 5.4 — 14.7					

het interval gemeten quotienten, overeenstemt. De invloed door den antagonist op den agonist uitgeoefend, verdwijnt dus niet terstond met het ophouden der functie van dezen eerste.

Deze proeven zijn niet nieuw, want reeds hadden Charles en John Bell ¹⁾ bij constante belasting verlenging van een extensor gezien bij contractie der flexoren, en hetzelfde ver-

schijnsel is later door Sherrington ²⁾ teruggevonden.

Langs een geheel anderen weg en een geheel ander kenmerk van tonus gebruikend, kwam Sherrington ³⁾ tot deze uitspraak: »The experiments so far therefore seem to indicate that the direction of the change induced in the extensor muscles is in the direction of increased tonicity,...« Dit stemt dus volkomen met de door mij gevonden feiten overeen.

¹⁾ Sherrington. Proc. R. Soc. of London, vol. LIII. 1893, pag. 415.

²⁾ Sherrington. Journ. of Physiol. vol. XIII 1892. plaat XXIII. fig. 8.

³⁾ Sherrington. Proc. l. c. pag. 410.

Tab. XXX. 26/XI '99.

p	Δp	l	Δl	$\frac{d l}{d p}$	quot.	
0.0 c_1		0 c_2				
3.0	-1.0 c_1	7 ⁻	5 c_2	4.75 c_3		
	+ 1.0	12 ⁻	4.5			
		16 ⁺				
	- 0.5	10.5	2.5			
6.5		13 ⁺	4.5	3.92	4.75 c_3	1.21
	+ 1.0	17.5				
	- 1.0	33	3.5	3.09	3.5	1.13
12.6		36.5	3.5			
	+ 1.0	40 ⁻				
	- 1.0	83 ⁻	2	2.25		
25.4		85	2.5			
	+ 1.0	87.5				
	- 1.0	91 ⁻	2			
29.0		93 ⁻	2	2		
	+ 0.5	94 ⁻				
29.8		94 ⁺				
$P = 3.394 \quad p = 22.266 \quad V = 9.3$ $c_1 = 0.747 \quad c_2 = \frac{1}{9.3} 10^{-2} \quad c_3 = 0.0014$ Prikkelingstijd 5.8 — 15.1						

OVER PEESREFLEXEN.

Den tijd als factor invoerend, leidt tot de vraag naar de verandering van den tonus als functie van tijd en belasting en daarmede naar den samenhang van tonus en peesreflexen. Deze vraag is zeer verschillend beantwoord, al naar gelang men zich deze peesreflexen als ware reflexen dacht, of op grond van den korten reflextijd meende, dat alleen de tonus op reflex berustte en deze tonus eene zekere musculaire irritabiliteit onderhield, waardoor de spier direct op prikkels met contractie antwoordde.

Zoolang echter het effect van den slag op de pees als contractie beschouwd wordt, zal de keus tusschen beide meeningen moeilijk zijn; het is echter de duur van het geheele verschijnsel, die deze voorstelling onwaarschijnlijk maakt. Want wanneer wij den clonus, dien wij onder sommige omstandigheden zien optreden als eene aaneenschakeling van peesreflexen beschouwen, en daaraan valt moeilijk te twijfelen, dan moet de duur van het geheele peesreflex minstens $\frac{1}{10}$ secunde bedragen, aangezien wij een clonus die 10 per secunde overtreft, niet kennen. Deze maximale snelheid van $\frac{1}{10}$ secunde is niet te vergelijken met de veel snellere spiercontractie en daarom meen ik, het effect van den klap op de pees als gevolg van tonuswisseling en daardoor als waar reflex te moeten beschouwen.

Wanneer een slag op eene pees gegeven wordt, kan dit als snelle belastingsvariatie worden opgevat en de spier beantwoordt deze reflectorisch met eene variatie van haar tonus volgens het verband:

$$C_2 \frac{dl}{dp} = \lg n. C_1 p.$$

Naarmate echter deze belastingsvariatie sneller wordt en de spier meer gespannen is, zal de verplaatsing van het geheel der spier op den achtergrond treden en daarvoor in de plaats komen eene spanningsgolf, die de spier doorloopt. Deze golfvormig zich voortplantende spanningsvariatie als kortdurende prikkel der afferente zenuwen fungeerend, wordt beantwoord door eene kortdurende overeenkomstige verlaging van het tonusquotient. Doch wanneer onder constante spanning het tonusquotient daalt en de spier dus eene geringere uitrekbaarheid verkrijgt dan die, welke juist met de belasting evenwicht maakte, moet zij zich verkorten. Deze verkorting, die van eene reflectorische

tonuswisseling het gevolg is, kennen wij als uiting van het peesreflex.

Doch op het oogenblik, dat de spier zich traag verkortend, de extremiteit in beweging brengt, worden antagonisten passief gespannen. De prikkel, hierdoor meegedeeld aan de afferente spierzenuwen, roept in den antagonist eene verlaging van het tonusquotient te voorschijn, en deze zelfde opstijgende impuls overgaand op de medullaire centra van den agonist, verhoogt daarvan het tonusquotient aanzienlijk. De klap op de pees roept dus twee groepen van verschijnselen te voorschijn, die naar wederzijdsche compensatie streven, en de mogelijkheid een peesreflex op te wekken is dus gebonden aan drie factoren: ten eerste, aan de prikkelbaarheid van het reflexapparaat waarop de tonus berust; ten tweede, aan de grootte van de tonusverhoging reflectorisch van den antagonist uitgaande; ten derde, aan de tijdelijke groepeeringsnaast elkaar dezer beide processen, die door de geleidingssnelheid der impulsen bepaald wordt.

Deze voorstelling stemt volkomen overeen met de feiten door Sherrington ¹⁾ over het peesreflex bij *Macacus* gevonden; want in deze proeven hief doorsnijding van den achterwortel, waarlangs de afferente banen zich begeven terstond het peesreflex op. Doorsnijding van den achterwortel waarlangs de afferente banen van den antagonist gaan verhoogde het peesreflex van den agonist. Ditzelfde verschijnsel treedt op als de distale pezen van den antagonist worden losgepraepareerd, doch zoodra deze antagonist passief gerekt wordt, ondergaat het peesreflex, dat eerst hoog was, eene aanzienlijke verlaging.

Om een peesreflex op te wekken zullen wij dus de spier zooveel mogelijk ontspannen, aangezien wij weten, dat hoe

¹⁾ Sherrington. Proc. R. Soc. London. vol. LII 1893 p. 551.

geringer de aanvangsspanning is, des te grooter de tonus variatie voor de eenheid van spanningstoename. Met deze ontspanning gaat aanspanning der antagonist en gepaard, en dit kan slechts de voorwaarde der proef verbeteren. Doch ter wille van het ontstaan en der goede geleiding van de spanningsgolf, die de klap op de pees tengevolge heeft en als prikkel fungeert, zullen wij gedwongen zijn aan de spier eene zekere aanvangsspanning te verleen en. Aan beide eischen voldoende geven wij der extremiteit eene middenstelling. Deze aanvangsspanning dient dus niet ter verhooging der hypothetische myotatische prikkelbaarheid (Gowers), doch uitsluitend om de mechanische voorwaarde te scheppen, waaraan het tot stand komen der prikkeling gebonden is.

Ofschoon het dus duidelijk is, dat hooge reflexen meestal zullen samenvallen met hoogen tonus, is dit niet noodzakelijk, wanneer slechts de tonusverhoging van den antagonist uitgaande de tonusverlaging van den agonist compenseert; ook het omgekeerde is mogelijk en dit stemt volkomen met de onderzoekingen van Muskens ¹⁾ overeen.

Is de prikkelbaarheid van het reflexapparaat hoog, of de compensatorische invloed der antagonist en gering, en van beide factoren schijnt de eerste mij de overwegende, dan zal de rekking die op de verkorting volgt, opnieuw als prikkel dienst doen en in plaats van eene enkele tonuswisseling treedt eene golfvormige tonusvariatie op, waarvan wij het effect als clonus zien. Is echter de prikkelbaarheid van het reflexapparaat minder hoog, of de physiologische remming der antagonist en aanzienlijk of eindelijk de rangschikking in tijd dezer beide verschijnselen naast elkaar, door geleidingsverandering, eene ongunstige, dan krijgen wij evenals bij iedere golfvormige beweging waarop

¹⁾ l. c. p. 71.

een weerstand werkt, eene uitputtende golf en als effect daarvan de aanduiding van clonus.

Met deze voorstellingen in overeenstemming schijnt mij het klinische feit, dat een clonus in grootte van excursie en in snelheid toeneemt, wanneer de kracht vermeerderd, waarmede aan de spier getrokken wordt. Ter illustratie is eene voetclonus-curve gereproduceerd (fig. IX), ontleend aan eenen patient, die door verwonding de motorische schors van het rechterbeen verloren had. De kracht waarmede de voet werd gebogen, afwisselend en geleidelijk vermeerderend en verminderend, vertoonde de spier eene daarmede samengaande wisselende grootte der zijdelingsche excursie en der snelheid. De verandering der frequentie met toename der kracht bedroeg één tonuswisseling per secunde, daar het aantal wisselingen van 5 tot 6 steeg.

Tab. XXXI. 10/XI '99.
13de curve.

DISCONTINUE TONUSVERANDERING.

p	Δp	$\frac{d l}{d p}$
0.0 c_1	7.4 c_1	4 c_3
7.4	5.8	3
13.2	5.8	2.5
19.0	5.4	2.25
24.4	3.6	2 (?)
28.0	3.8	
31.8	5.6	1.75
37.4	5.3	1.5
42.7		1.5
P = 1.88 p = 22.95 $c_1 = 0.537$ $c_3 = 0.0019$		

De verandering van den tonus met klimmende belasting wordt discontinu, wanneer de spier onder geringe belasting samentrekkend eene verkortingsrest heeft overgehouden. In dit geval bestaat de tonuscurve uit eene aaneenschakeling van rechte stukken, waarvan ieder volgend ten opzichte van een vorig, eene geringere helling bezit. Op het oogenblik, dat de spier discontinu haar tonus verandert, wordt een stuk der verkortingsrest teruggegeven en zoo ontstaat het trapvormig beloop dezer curven. Het geheele aantal der trapjes, dat met eene bepaalde

Tab. XXXII. 9/XI '99.
11de curve.

p	Δp	$\frac{d l}{d p}$
0.0 c_1	3.9 c_1	5 c_3
3.9	3.5	4
7.4	3.5	
10.9	3.1	3
14.0	3.4	
17.4	3.7	
21.1	2.7	
23.8	3.0	2
26.8	4.2	
31.0	3.0	
34.0		
35.0		
$P = 1.88$ $p = 25.92$ $c_1 = 0.74$ $c_3 = 0.0014$		

Tab. XXXIII. 11/XI '99.
6de curve.

p	Δp
0.0 c_1	6.2 c_1
6.2	3.6
9.8	4.5
14.3	7.4
21.7	5.0
26.7	5.1
31.8	5.1
36.9	
$P = 5.86$ $p = 27.675$ $c_1 = 0.734$	

belastingstoename overeenstemt, is voor eenzelfde spier meest constant, doch wisselt voor verschillende individuen.

De grootte der belastingstoename, waarop de spier met eene discontinuïteit in haar tonus antwoordt, kan binnen wijde grenzen verschillen, doch onder gunstige omstandigheden der proef, gelukt het dikwijls curven te verkrijgen, waarbij deze opvolgende belastingstoe-namen nagenoeg gelijk zijn.

Tabel XXXI (fig. X) en tabel XXXII (fig. XI) geven de metingen dezer curven weer. De 1^{ste} kolom bevat de grootte der belasting, waarbij eene discontinuïteit plaats heeft; de tweede geeft de grootte van den belastingsaangroei, telkens overeenstemmend met een interval van constanten tonus. Bij de beoordeeling dezer getallen dient in het oog gehouden te worden, dat dezelfde oorzaken, die het beginstuk der continue tonuscurven onbetrouwbaar maakten, hier leiden tot een eerste interval, dat ongeveer 1.0 c_1 te groot is. De derde kolom geeft de grootte der opvolgende tonusquotienten.

De onregelmatigheden in de grootte der opvolgende be-

lastingstoename, zijn dikwijls schijnbaar, aangezien op een of twee aangroeiingen, die te klein zijn, er eene volgt, die zooveel van het gemiddeld in tegengestelden zin afwijkt, dat zij de beide vorigen juist compenseert. Tabel XXXII geeft hiervan een duidelijk voorbeeld. De 1^{ste} belastingsaangroei, als onzeker niet meetellend, is de gemiddelde belastingstoename, waarop eene discontinuïteit volgt $3.3 c_1$. Na een interval beantwoordend aan eene toename der belasting van $2.7 c_1$ en een daaropvolgend van $3.0 c_1$, volgt een derde van $4.2 c_1$, waardoor de beide vorigen juist gecompenseerd worden. Hetzelfde verschijnsel vertoont tabel XXXIII, waar op twee toenamen van $3.6 c_1$ en $4.5 c_1$, eene derde volgt van $7.4 c_1$, waardoor de spier juist tot haar gemiddeld $5.1 c_1$ terugkeert. Deze compensaties zijn zeer menigvuldig.

Wordt de N. tibialis doorgesneden en door prikkeling van het periphere stuk eene contractie te voorschijn geroepen, die eene verkortingsrest in de spier achterlaat, dan treedt hetzelfde trapvormig verloop der uitrekkingcurve op; ook in dit geval geeft de spier haar verkortingsrest discontinu terug, doch de regelmatigheid van het verschijnsel is verdwenen (fig. XII). Deze zelfde trapjes zijn zichtbaar in vele uitrekkingcurven van uitgesneden spieren, o.a. zeer duidelijk in de uitrekkingcurven van Schenck ¹⁾.

Om uit te maken in hoeverre door de verkortingsrest een tweede verschijnsel op het eerste gesuperponeerd wordt, bepaalde ik de tonusquotienten van die intervallen, die de belastingsaangroeiingen $3.0 c_1$, $6.2 c_1$, $12.6 c_1$ en $25.4 c_1$ bevatten. Het bleek dat in al mijne proeven deze quotienten evenals in de continue tonuscurven opvolgende termen eener rekenkundige reeks vormden en van dezelfde grootte waren.

¹⁾ F. Schenck. Beiträge z. physiol. Festschrift f. A. Fick, 1899. Pag. 3.

• Tegen de opvatting van eenvoudige superpositie pleit echter zeer, dat de opvolgende stukken dezer tonuscurven rechtlijnig zijn, daar toch de kromming der continue tonuscurven, vooral in het begin, aanzienlijk genoeg is, om zoo zij hier bestond, duidelijk voor den dag te komen; bovendien ontbreken ook in de continue tonuscurven, waar geen contractie is voorafgegaan, aanduidingen dezer discontinuïteiten niet. Welke plaats dit verschijnsel in het grootte vraagstuk van den spiertonus inneemt, zullen verdere proeven moeten leeren.

De meegedeelde proeven zijn ontleend aan een materiaal van meer dan 600 curven, waarvan ik er ongeveer 100 heb uitgemeten, en verricht in het laboratorium der neurologische afdeeling van het Binnen-Gasthuis, met de daar aanwezige hulpmiddelen.

AMSTERDAM, Mei 1900.

I N H O U D.



	Bldz.
INLEIDING	1
METHODE VAN ONDERZOEK	4
METHODE VAN METEN	9
OVER UITREKBAARHEID	10
OVER TONUSCURVEN	14
INVLOED DER ZENUWDOORSNIJDING	19
OVER UITREKKINGSCURVEN	21
TONUSVERANDERING DOOR ANTAGONISTEN CONTRACTIE	26
OVER PEESREFLEXEN	34
DISCONTINUË TONUSVERANDERING	38



STELLINGEN.

I.

De s. g. peesreflexen zijn ware reflexen, op tonuswisseling berustend.

II.

De verplaatsing van suiker, van het plasma naar de bloed-
lichaampjes en omgekeerd, onder invloed der ademhaling,
is niet bewezen.

(Hamburger Verh. K. Ac. W., Amsterdam, D III, N^o. 10.)

III.

Anisometropie kan de oorzaak zijn van ongelijke wijdde
der pupillen.

IV.

Het „bladaldehyd” vormt geen schakel in de hoofdketen
van het assimilatie-proces.

V.

Hemiatrophia facialis is eene trophoneurose.

VI.

De „cellules vaso-sangui-formatives” ontstaan door chromophile metamorphose, uit de oorspronkelijke cellen van het embryonale omentum.

(Retterer. Vol. jub. Soc. de Biol., 1899, p. 478).

VII.

De stapes der Sauropsidae is homoloog aan den stijgbeugel der Mammalia.

VIII.

Het tegenwoordig gymnasiale onderwijs, is ongeschikt als voorbereiding tot de studie der natuurwetenschappen.

IX.

De vacuole der plantencel ontstaat door vergrooting of versmelting van „waben”.

X.

Cocaineinjectie in den duraalzak van het ruggemerg, ter verkrijging van anaesthesie, verdient navolging.

XI.

Het ruggemerg zelve is niet gesegmenteerd.

XII.

De vacuolevorming, die de intracellulaire vertering begeleidt, vindt haar oorsprong in de osmotische spanning der oplossing, ontstaan uit het in vasten toestand opgenomene.

Fig. I.
(tab. III).



Fig. II.
(tab. VIII).



Fig. III.
(tab. XI).



Fig. IV.
(tab. XIII).

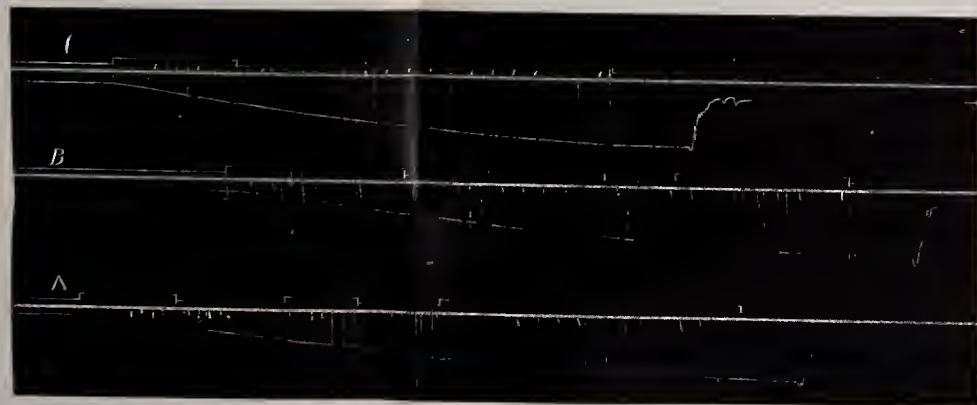


Fig. V.
(tab. XVIII).



(tab. XX).

Fig. VI.
(tab. XIX).



(tab. XXI).

(tab. XXII).

Fig. VII.

(tab. XXII).

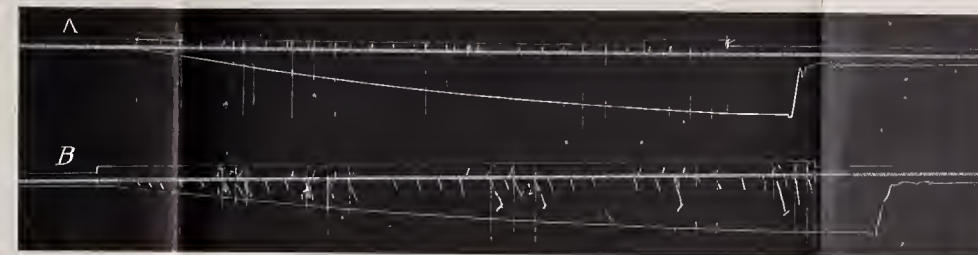


Fig. VIII.
(tab. XXIX).

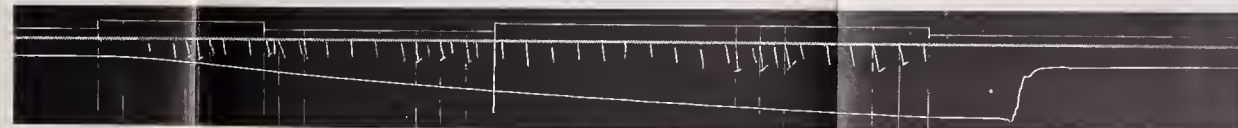


Fig. IX.

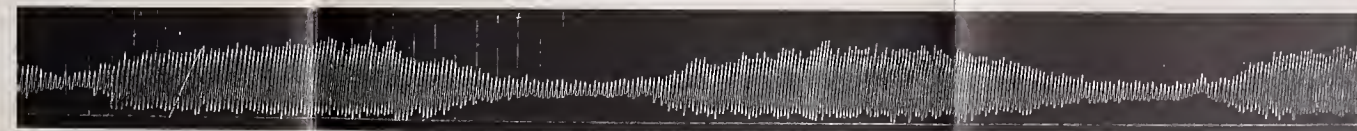


Fig. X.
(tab. XXXI).

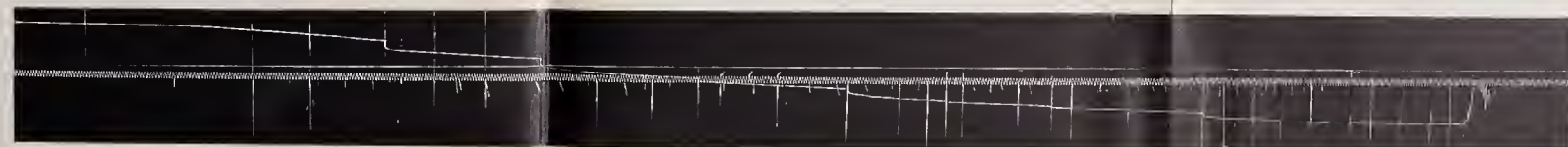


Fig. XI.
(tab. XXXII).



Fig. XII.







